

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЛОКАЛЬНЫХ СТАД КРАСНОЙ *ONCORHYNCHUS NERKA* ПО ПАРАЗИТАМ-ИНДИКАТОРАМ

С. М. Коновалов и Г. В. Коновалова

Отдел биологии моря Дальневосточного филиала
Сибирского отделения Академии наук СССР, Владивосток

Красная — один из удобнейших объектов среди дальневосточных лососей для разработки метода дифференциации локальных стад, поскольку она задерживается довольно длительное время в пресных водах. На основании изучения паразитофауны пресноводных и проходных рыб Камчатки были выбраны пресноводные паразиты, сопровождающие красную во всех миграциях в море, и которые могут быть использованы в качестве индикаторов. Для некоторых из них разработан метод количественных показателей при дифференциации локальных стад. Определительная таблица, составленная на основании всех этих признаков, позволяет дифференцировать камчатские локальные стада только в первые месяцы жизни в море и на путях нерестовых миграций.

Проблеме дифференциации локальных стад морских, проходных и пресноводных рыб с помощью паразитов-индикаторов посвящено большое число работ (Догель и Быховский, 1939; Lüling, 1951; Perlmutter, 1953; Sindermann, 1957a, 1957b, 1961a, 1961b; С. Шульман и др., 1959; Kabata, 1959, 1963; Янулов, 1960, 1962; Templeman a. Squires, 1960, 1961; Sherman a. Wise, 1961; Николаева, 1963; Р. Шульман, 1963; Lux, 1963; Margolis, 1963, 1965; Wise, 1963; Margolis a. oth., 1966; Kilambi a. DeLacy, 1967, и другие). Однако отличительной чертой большинства проведенных исследований можно считать их рекогносцировочный характер, ибо авторы не ставили перед собой задачу разработать метод, который позволил бы определить принадлежность данной рыбы к тому или иному стаду. Многие авторы ограничивались только констатацией различий в паразитофауне локальных стад.

Нами был разработан метод, который позволяет не только находить различия, но и с их помощью дифференцировать локальные стада (Коновалов, 1967б). Однако по независящим от нас причинам часть теоретических и практических выкладок не была опубликована, несмотря на то что конечные результаты разработки комплексного чешуепаразитологического метода уже вышли из печати (Коновалов, 1966). В связи с этим данная статья ознакомит читателей с той частью нашей работы, которая пока не нашла должного освещения, хотя крайне необходима для правильного понимания разработанного нами метода.

Для красной, как и для других дальневосточных лососей, характерны строгая изоляция локальных стад в пресных водах, особенно в период нереста, и сильное смешение рыб различных локальных стад в морской период жизни. Поэтому возможность дифференцировать локальные стада в море позволила бы не только правильно понять распределение и миграции рыб отдельных стад, но и выяснить нагрузку промысла на каждое крупное локальное стадо.

В связи с проходным образом жизни красной, прежде чем перейти к выбору паразитов-индикаторов, необходимо узнать, где происходит за-

ражение каждым паразитом, встреченным у красной, — в пресноводном водоеме до катадромальной миграции молоди или же в эстуарии и в море. Это обусловлено тем, что эстуарные и морские паразиты непригодны для использования в качестве индикаторов. При исследовании паразитофауны пресноводных и проходных рыб в ряде водоемов, расположенных как в самых южных, так и в центральных и северных районах Камчатки, нам удалось выявить пресноводных, эстуарных и морских паразитов. В свою очередь тщательное исследование биологии пресноводных паразитов показало, что большинство из них погибает после миграции молоди в море и поэтому не может быть использовано в качестве индикаторов локальных стад красной.

Только небольшое число тканевых и полостных паразитов не погибает и характеризуется большой продолжительностью жизни. К ним относятся *Myxobolus neurobius*, метацеркария *Diplostomum spathaceum*, плероцеркоид *Diphyllbothrium* sp., *Triaenophorus crassus* и *Cucullanus truttae*. Споры *Myxobolus neurobius* встречаются только у красной, проводящей пресноводный период в озерах.

Пресноводный паразит *Cucullanus truttae* относится к тем немногим половозрелым кишечным гельминтам, которые выживают при переходе рыб из пресных вод в море. Нахождение у красной в море этого типично реофильного паразита, использование которого в качестве индикатора впервые предложил Марголис (Margolis, 1963, 1965, и др.), может свидетельствовать о том, что рыба принадлежит какому-то речному стаду полуострова Камчатка.

Другой паразит, предложенный Марголисом, — плероцеркоид *Triaenophorus crassus* — встречается только у красной рек Бристольского залива и расположенной севернее его р. Кускоквим (Аляска). Поскольку плероцеркоиды *T. crassus* развиваются в полости тела веслоногих рачков, то очевидно, что заражение молоди красной в основном происходит в озерах.

Ахмеров (1955), основываясь на исследовании рыб, завершающих нерестовую миграцию, считает, что заражение красной плероцеркоидом *Diphyllbothrium* sp. происходит при поедании корюшки и что он морского происхождения. Мамаев и др. (1959) убедительно показали, что эти плероцеркоиды, обнаруженные у половозрелой красной, пресноводного происхождения. Однако они не доказали, что заражение красной морскими плероцеркоидами исключено. Между тем Андриевская (1958, 1966) и ряд других авторов, изучая питание дальневосточных лососей в северо-западной части Тихого океана, обнаружили в их желудках только молодь других видов рыб (бычков, минтая и т. д.).

Наши данные по гельминтофауне различных стад свидетельствуют о том, что речные стада красной не заражены плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. Этот паразит обнаружен лишь у тех стад красной, молодь которых проводит в озерах пресноводный период жизни. Кроме того, почти одинаковая зараженность плероцеркоидами поклатников и половозрелых рыб с тем же числом пресноводных лет (Коновалов, 1967а) говорит о том, что красная не приобретает их в эстуариях.

Мамаев и др. (1959) отнесли *Diplostomum spathaceum* к эстуарным паразитам. Ряд фактов противоречит этому. Во-первых, озерная форма гольца (*Salvelinus alpinus*) оз. Дальнего сильно поражена этим паразитом. Во-вторых, молодь красной также оказалась сильно зараженной. И наконец, в-третьих, исследование нескольких локальных стад показало, что рыбы одних водоемов могут быть сильно заражены этим паразитом, тогда как в других водоемах этот паразит не встречается. Все это наводит на мысль, что рыбы не заражаются данным паразитом в эстуарии.

Таким образом, наличие *Myxobolus neurobius*, *Triaenophorus crassus*, *Diphyllbothrium* sp. и *Diplostomum spathaceum* у красной в море будет прежде всего свидетельствовать о ее принадлежности к озерным стадам, тогда как отсутствие этих паразитов и наличие *Cucullanus truttae* будет указывать на то, что мы имеем дело с речными стадами.

Применение только альтернативных признаков наличия или отсутствия паразитов не позволяет дифференцировать речные и озерные стада красной из-за большого числа их. Поэтому нами предпринята попытка ввести количественные дифференцирующие признаки. Использование экстенсивности заражения в данном случае исключается, поскольку локальные стада в море перемешаны. Поэтому более перспективно использование интенсивности заражения.

Для этого мы провели расширенные работы в 1962—1964 гг. по составлению вариационно-статистических характеристик зараженности паразитами-индикаторами локальных стад крупных нерестовых водоемов: озер Курильского, Дальнего, Ближнего, Начикинского, Азабачьего, Паланского, Култушного и рек Паратунки и Николки (бассейн р. Камчатки). В районе Камчатского залива была просмотрена красная северо-восточного побережья Камчатки. Кроме того, американскими исследователями была любезно предоставлена красная из рек Вуда и Квичека

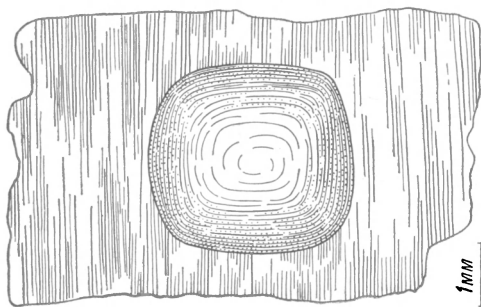


Рис. 1. Циста I типа плероцеркоидов *Diphyllbothrium* sp.

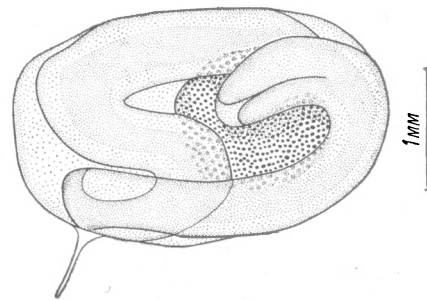


Рис. 2. Циста II типа плероцеркоидов *Diphyllbothrium* sp.

(Аляска). Обычно выборки брались в размере 200—400 экз. в каждом водоеме. Всего было просмотрено на зараженность паразитами-индикаторами 3050 экз. красной.

Из всех перечисленных паразитов *Diphyllbothrium* sp. наиболее удобен для определения степени интенсивности заражения им в качестве дифференцирующего признака. Это объясняется тем, что цисты легко обнаруживаются и плероцеркоиды поддаются точному количественному учету. В результате проведенных работ обнаружено 2 типа цист плероцеркоидов *Diphyllbothrium* sp. у красной из озер полуострова Камчатка (рис. 1, 2), подробное описание которых дано нами ранее (Коновалов, 1966).

Поскольку вариационно-статистические показатели составляются по выборкам, которые представляют ничтожную часть всего стада, то мы не имеем права распространять найденное нами эмпирическое распределение на рыб всего стада. Для того чтобы использовать количественные показатели, необходимо знать, по какому математическому закону моделируется подобный тип эмпирических распределений, и с помощью этого закона рассчитать для каждого стада теоретическое распределение рыб по числу плероцеркоидов, т. е. выяснить, какое число рыб данного стада, например из 100 экз., будет иметь 1, 2, 3 и т. д. экз. паразитов.

Нормальное распределение, характеризующееся одновершинностью и более или менее симметричными обеими частями кривой, лежащими вправо и влево от вершины, является наиболее распространенным, и с ним очень часто сталкиваются биологи. Однако некоторые распределения, с которыми приходится иметь дело паразитологам, дают несколько другую картину, поскольку левая часть кривой может отсутствовать или быть неполной из-за того, что животные заражены не на 100%. Кривые распределения рыб по числу плероцеркоидов имеют много общего с кривыми Пирсона, но наибольшее сходство можно заметить между ними и кривыми, описываемыми законом Пуассона для редких событий. Заражение крас-

ной плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. можно считать редким событием, ибо зачастую какая-то часть рыб не инвазирована а средние арифметические интенсивности инвазии меньше 10. Для подтверждения существования сходства, а может быть, даже и идентичности между найденными эмпирическими и теоретическим распределением следует принять, что эмпирическое распределение соответствует теоретическому, а вычисленная средняя равна генеральной средней. После этого сравнение эмпирического распределения с теоретическим, вычисленным по формуле Пуассона по принятой генеральной средней, позволит судить о правильности нашего предположения.

В биометрии существует несколько критериев для определения справедливости гипотезы о том, что данное эмпирическое распределение относится к определенному теоретическому виду. Эту задачу решают критерии различия, в основе которых лежит сравнение частот распределений. Из них критерий χ -квадрат применяется для распределений, моделирующихся по закону Пуассона. Это делается следующим образом. Средняя арифметическая эмпирического распределения приравнивается к генеральной средней, на основании которой по закону Пуассона вычисляется теоретическое распределение рыб по числу плероцеркоидов. Число рыб, характеризующих каждую варианту, определяется формулой, выражающей закон Пуассона: $\bar{n}_x = N \frac{x^x}{x!} \cdot e^{-x}$. Здесь x — среднее число интересующих нас событий, приходящихся на одну пробу (генеральная средняя); x — фактическое число событий в одной пробе (значение варианты); \bar{n}_x — число проб, в которых осуществилось x событий (число событий, приходящихся на одну варианту; Урбах, 1964). Применяя эту формулу, можно рассчитать теоретическое распределение рыб всего стада по числу паразитов.

Т а б л и ц а 1

x	x^x	$x!$	$\frac{x^x}{x!}$	n_x
0	1	1	1	5.6
1	2.9	1	2.9	16.1
2	8.41	2	4.2	23.4
3	24.4	6	4.07	22.8
4	70.7	24	2.95	16.5
5	205.1	120	1.62	9
6	594.8	720	0.82	4.6
7	1725	5040	0.34	2

Т а б л и ц а 2

x	n_x	n_x	$n_x - \bar{n}_x$	χ^2
0	7.2	5.6	+1.6	0.5
1	10.5	16.1	-5.6	2
2	22.9	23.4	-0.5	0.01
3	23.4	22.8	+0.6	0.02
4	21	16.5	+4.5	1.2
5	10.4	9	+1.4	0.22
6	3.3	4.6	-1.3	0.4
7	1.3	2	-0.7	0.25
	$\Sigma=100$	$\Sigma=100$	+8.1, -8.1	$\Sigma=4.6$

После этого из эмпирического значения частоты каждой варианты вычитается теоретическое ($n_x - \bar{n}_x$). Каждое такое отклонение возводится

в квадрат и делится на значение теоретической частоты каждой варианты. Сумма всех частных значений дает величину χ^2 : $\chi^2 = \sum \frac{(n_x - \bar{n}_x)^2}{n_x}$. Вероятность случайности различия между эмпирическим и теоретическим распределениями (P) находится в таблице Фишера с помощью χ^2 и числа степеней свободы (f). При этом эмпирическое распределение приближается к теоретическому, если $P > 0.05$.

Расчет величины χ^2 показан в табл. 2; теоретические частоты взяты из табл. 1.

Для наглядности разберем весь ход расчетов на примере красной оз. Палана, прожившей 2 года в пресных водах. Вычисление теоретических частот \bar{n}_x показано в табл. 1, причем учтено, что $x=2.9$ и что

$$\bar{n}_x = N \frac{x^x}{x!} \cdot \sum_{x=0}^7 \frac{x^x}{x!}, \text{ так как здесь } \sum_{x=0}^7 \frac{x^x}{x!} \approx e^{-x}.$$

В данном случае частоты связаны двумя условиями: $\sum n_x = N$; $\frac{1}{N} \sum n_x x = \bar{x}$, так что $f = 8 - 2 = 6$. В данном случае вероятность равна 0.50, т. е. можно считать, что различие между ними не значимо. Следовательно, распределение красной оз. Палана по числу плероцеркоидов можно описывать с помощью закона Пуассона.

Т а б л и ц а 3

Эмпирическое (э) и теоретическое (т) распределение красной различных локальных стад по числу плероцеркоидов

Варианты	Оз. Курильское		Оз. Начики		Оз. Азабачье		Оз. Палана		Оз. Култушное		Река Квичек	
	э	т	э	т	э	т	э	т	э	т	э	т
0	0.7	0.17	29.3	30	19	22.6	7	7.5	77	70	35	37.6
1	3.5	1.6	33.4	36.1	27	34	16.4	20	15.3	24.5	44	37.6
2	10	3.4	21.1	21.7	29	25	22.2	25.4	5.2	4.4	12	18.8
3	9.2	7.2	9.7	8.7	15.5	12.6	24.3	21.6	1	0.8	9	6
4	11.9	11.5	5.2	2.7	5.5	4.5	20.7	14.2	1.5	0.3		
5	13.3	14.9	1.3	0.8	4	1.3	5	7.5				
6	13.3	15.7	—	—	—	—	3.5	2.2				
7	10.5	14.4	—	—	—	—	0.9	1.6				
8	6.7	11.5										
9	6.6	8.3										
10	5.6	5.3										
11	2.8	3										
12	2.1	1.66										
13	1.4	0.83										
14	1.4	0.37										
15	1	0.17										

Результаты сравнения эмпирических и теоретических распределений по числу плероцеркоидов красной, взятой из самых разнообразных водоемов, показаны в табл. 3 и 4. Из них видно, что в большинстве случаев заражение локальных стад *Diphyllbothrium* sp. в общем можно описывать с помощью закона Пуассона. Однако некоторые стада (оз. Култушного, оз. Курильского) показали $0.01 < P > 0.05$. Такая малая величина вероятности, очевидно, объясняется тем, что заражение рыб этим паразитом только стремится к случайному и может не соответствовать ему. Чтобы распределение паразитов соответствовало закону Пуассона, должно выполняться следующее условие: зараженные планктонные организмы должны быть равномерно перемешаны с незараженными. Однако имеющиеся литературные данные (Guttowa, 1963; Watson a. Lawler, 1965) по зараженности процеркоидами ленточных червей отряда *Pseudophyllidea* — первых промежуточных хозяев в озерах — свидетельствуют о том, что на разных участках водоемов создаются неодинаково

Т а б л и ц а 4

Местонахождение локальных стад	Пресноводный возраст	\bar{x}	f	χ^2	P
Оз. Курильское (1962)	2+	6.4	13	19.89	>0.05
Оз. Курильское (1963)	2+	7	14	28.79	>0.01
Оз. Начики	1+	1.2	4	2.99	>0.60
Оз. Азабачье	—	1.5	4	9.1	>0.05
Оз. Палана	1+	2.6	6	6.58	>0.30
Оз. Палана	2+	2.9	6	4.6	>0.50
Оз. Култушное	—	0.35	3	9.1	>0.025
Река Квичек	—	1	2	5.18	>0.05

благоприятные условия для успешного попадания корацидиев в копепоид. Это объясняется тем, что вылупление корацидиев происходит на литоральных участках озер, только на грунте и на свету (Vogel, 1930; Дубинина, 1966; Куперман, 1967). Помимо этого, очевидно, на разных участках литорали могут существовать оптимальные или пессимальные условия для развития этих паразитов, которые также создают неравномерность в заражении популяции первого промежуточного хозяина. Поэтому, если в одних участках озер зараженные копепоиды встречаются очень часто, то в других они могут быть чрезвычайно редки. Это обстоятельство препятствует заражению рыб по закону случайных событий. Тем не менее другие факторы благоприятствуют этому. Дело в том, что камчатские озера сравнительно небольших размеров и в них происходит довольно интенсивное перемешивание воды и находящихся в ней планктонных организмов с помощью ветра. Кроме того, большая подвижность молоди красной благоприятствует случайному заражению, так как молодь практически нагуливается не в отдельных участках, а почти на всей акватории озера.

Таким образом, имеются две группы факторов, из которых одна препятствует проявлению закона Пуассона, тогда как вторая благоприятствует ему. Если заражение происходит только на литорали при слабом перемешивании планктонных организмов в озере и меньшей подвижности рыб, то мы вправе ожидать отклонение от типичного пуассоновского распределения.

Поскольку изученные эмпирические распределения приближаются к теоретическому, описываемому законом Пуассона, можно узнать распределение рыб всего локального стада по числу плероцеркоидов с помощью эмпирической средней и табл. VIII — Плохинский, 1961. Кроме того, можно по известным средним двух эмпирических распределений определить степень различия между ними. Для этого мы составили треугольник, на котором по оси абсцисс и ординат отложены возможные средние значения двух распределений. В каждом квадрате, на которые разбит треугольник, стоит цифра, означающая выраженное в процентах число рыб сильно зараженного стада, относящихся к тем вариантам, которые не встречаются у слабо зараженного стада.

(x_2)										
2	14									
3	35	3								
4	47	11	2							
5	73	23	6.5	2						
6	84.9	40	15	6	2					
7	92	55	17	10	6	1				
8	95.6	68.5	40	18.2	11	3.2	1.5			
9	97.2	78.6	53.7	28.6	18.9	6.7	3.5	1.6		
10	98.7	86.7	66.4	41.4	30	13.2	8	4.5	1	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9 (x_1)

Из этого треугольника видно, что чем больше разность между средними, тем большее число рыб сильно инвазированного стада можно дифференцировать. Так, при средних 1 и 7 получается, что 92% рыб сильно зараженного стада будет относиться к вариантам, которые не встречаются у слабо зараженного стада.

Обращает на себя внимание тот факт, что варианты в правой части распределения рыб слабо зараженного стада (табл. 3), в данном случае 5 экз. и выше, имеют значительно меньшие частоты по сравнению с частотами этих вариантов у сильно зараженного стада. Особенно сильно это различие проявляется при ожидании попадания двух или нескольких рыб с таким количеством плероцеркоидов. Это вызвано тем, что вероятность каждого такого события должна быть возведена в квадрат при ожидании появления двух рыб с такой зараженностью или в n -степень при возникновении данного события n раз. Возведение в степень вероятностей делает случайным появление этого события у слабо зараженного стада. Например, вероятность появления рыб, зараженных 5 плероцеркоидами, у слабо зараженного стада (средняя 1.5) равна 0.013, а у рыб сильно зараженного стада (средняя 6.4) равна 0.16. Поскольку сочетание этой варианты с вариантами, большими ее по значению, возможны только у сильно зараженного стада, то для него можно суммировать все вероятности, относящиеся к этим вариантам. В этом случае мы получаем, что вероятность появления 5 экз. и более плероцеркоидов для сильно зараженного стада равна примерно 0.71. Вероятность того, что рыба с 5 экз. и более плероцеркоидов относится к сильно зараженному стаду, при одинаковой численности обоих стад, примерно в 55 раз больше. При повторении этого события вероятность того, что две рыбы относятся к слабо зараженному стаду, равна 0.000169, а к сильно зараженному стаду — 0.5041, т. е. почти в 3000 раз больше. Поэтому можно выделять не только рыб сильно инвазированного стада, имеющих такое число плероцеркоидов, которое не встречается у слабо инвазированного стада, но и таких, которые заражены числом плероцеркоидов, редко встречающимся среди рыб слабо инвазированного стада.

Не следует забывать, что знание теоретического распределения, с помощью которого моделируется данное эмпирическое, позволяет нам в больших выборках по хорошо дифференцирующейся (правой) части составлять представление о количественном распределении рыб по вариантам в недифференцирующейся (левой) части. Отсюда можно сделать вывод, что количественные признаки могут играть существенную роль при дифференциации локальных стад.

Рассмотрим практическое применение этих теоретических выкладок на примере двух дрейфов (табл. 5). Первый дрейф был сделан в Охотском море близ устья р. Озерной 2 октября 1964 г., причем все выловленные рыбы провели только 3—4 месяца в море. Второй дрейф был сделан в прикомандорском районе Тихого океана 4 августа 1961 г., причем все выловленные рыбы совершали нерестовую миграцию и провели в море 2—3 года. В обоих случаях исключается примесь американских стад, и рыбы, зараженные 4 экз. и более плероцеркоидов с I типом цист, с уверенностью могут быть отнесены к стаду оз. Курильского. Это объясняется тем, что такое число плероцеркоидов у слабо инвазированного стада (оз. Дальнего) встречается исключительно редко либо совсем не встречается. Поскольку рыбы, зараженные 1—3 экз. плероцеркоидов, представлены в небольшом числе и стадо оз. Дальнего примерно в 100 раз меньше по численности стада оз. Курильского, то они могут быть также отнесены к стаду оз. Курильского.

Красная, зараженная II типом цист, принадлежит по крайней мере к 4 стадам. В первом дрейфе рыбы, зараженные 3—4 экз. плероцеркоидов, принадлежат стаду оз. Палана, так как подобное число паразитов встречается довольно редко у слабо инвазированных стад. К тому же попадание 2 и более рыб с такой зараженностью в одном улове заметно увеличивает вероятность нашего предположения. Красная, зараженная 1 экз.

Т а б л и ц а 5
Характер заражения молоди (дрейф 1) и половозрелой
(дрейф 2) красной *Diphyllbothrium* sp.

№ про- смотрен- ных рыб	Дрейф 1		Дрейф 2	
	51°14' с. ш., 156°23' в. д.		53°50' с. ш., 163°58' в. д.	
	I тип	II тип	I тип	II тип
1	0	3	0	1
2	2	0	4	0
3	3	0	4	0
4	6	0	0	1
5	3	0	5	0
6	7	0	3	0
7	8	0	6	0
8	0	3	2	0
9	0	1	11	0
10	0	0	0	0
11	4	0	0	1
12	1	0	9	0
13	7	0	4	0
14	0	0	6	0
15	0	3	0	1
16	6	0	0	0
17	0	2	9	0
18	0	4	10	0
19	0	4	0	5
20	9	0	5	0
21	0	0	4	0
22	0	1	7	0
23	—	—	13	0

плероцеркоида в первом дрейфе, может принадлежать как стаду оз. Начики, так и стаду оз. Палана. Во втором же дрейфе она принадлежит оз. Азабачьему или какому-нибудь стаду северо-восточного побережья Камчатки. Справедливость такого предположения подтверждается тем, что половозрелая красная оз. Начики, оз. Палана и других озер северо-западного побережья Камчатки не может находиться в данном районе в это время.

Таким образом, рыб 2, 3, 4, 5, 6, 7, 11, 12, 13, 16, 20 в первом дрейфе и 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 12, 13, 14, 17, 18, 20, 21, 22, 23 во втором мы относим к стаду оз. Курильского, поскольку они заражены I типом цист *Diphyllbothrium* sp. Рыбы 1, 8, 15, 17, 18, 19 в первом дрейфе принадлежат стаду оз. Палана, а 9 и 22 также могут относиться и к стаду оз. Начики. Во втором дрейфе рыбы 1, 4, 11, 15, зараженные II типом цист, принадлежат оз. Азабачьему. Происхождение рыб 10, 14, 21 в первом и 10, 16 во втором дрейфе пока неизвестно, так как они не заражены *Diphyllbothrium* sp. Всего в этих двух дрейфах только по паразитам-индикаторам удалось дифференцировать примерно 90% всех выловленных рыб.

На основании паразитов-индикаторов и таких количественных дифференцирующих признаков, как слабая (средняя 0.5—2.5) и сильная (средняя 5—7) интенсивность инвазии обоими типами цист *Diphyllbothrium* sp. составлена определительная таблица, которая по существу дает возможность определять комплексы, а не отдельные локальные стада.

ТАБЛИЦА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ РЫБ К ТОМУ ИЛИ
ИНОМУ ЛОКАЛЬНОМУ СТАДУ ИЛИ КОМПЛЕКСУ ЛОКАЛЬНЫХ
СТАД С ПОМОЩЬЮ ПАРАЗИТОВ-ИНДИКАТОРОВ

- 1 (4). Красная не заражена слизистым споровиком *Myxobolus neurobius* речные стада обоих континентов.
- 2 (3). Красная заражена кишечным паразитом *Cucullanus truttae* речные стада Камчатки, Большой и других камчатских рек.

- 3 (2). Красная не заражена кишечным паразитом *Cucullanus truttae*
 речные стада Америки и некоторые стада Камчатки.
- 4 (1). Красная заражена слизистым споровиком *Myxobolus neurobius*
 озерные стада обоих континентов.
- 5 (14). Красная заражена *Diphyllbothrium* sp.
- 6 (9). Красная заражена I типом цист *Diphyllbothrium* sp.
- 7 (8). Красная слабо заражена I типом цист . . . американские стада
 рек Скина, Инлета и Квичека; стадо оз. Дальнего (Камчатка).
- 8 (7). Красная сильно заражена I типом цист
 стада оз. Курильского (Камчатка);
 оз. Карлук, рек Колумбии и Фрейзера (Северная Америка).
- 9 (6). Красная заражена II типом цист *Diphyllbothrium* sp.
- 10 (11) — Красная слабо заражена II типом цист
 стада озер Начики, Азабачьего, Кул-
 тушного и других озер северо-восточного побережья Камчатки.
- 11 (10). Красная не слабо заражена II типом цист.
- 12 (13). Красная средне заражена II типом цист (средняя 3—4) . . . стада
 оз. Палана (Камчатка) и р. Эгегика (Бристольский залив).
- 13 (12). Красная сильно заражена II типом цист
 некоторые стада северо-восточного
 побережья Камчатки, стадо оз. Коррис (Алеутские острова).
- 14 (5). Красная не заражена *Diphyllbothrium* sp.
- 15 (16). Красная заражена *Triaenophorus crassus*
 стада рек Вуда, Накнека, Квичека (Бристольский залив).
- 16 (15). Красная не заражена *Triaenophorus crassus*
 стада Бристольского залива, одно из стад р. Камчатки.

Из определительной таблицы видно, что с помощью паразитов-индикаторов удастся дифференцировать только единичные локальные стада, при этом не во все периоды жизни в море. Так, из камчатских стад только стадо оз. Курильского хорошо дифференцируется по паразитам-индикаторам от других стад. Это обусловлено тем, что на Камчатке первый тип цист, характерный для рыб этого стада, встречается еще только у красной оз. Дальнего, которая при этом заражена ими заметно слабее. Кроме того, стадо оз. Дальнего на 100% инвазировано *Diplostomum spathaceum*, а у стада оз. Курильского этот паразит не встречается. Немаловажными дифференцирующими признаками также служат разный возрастной состав поклатников в этих озерах (оз. Дальнее — много годовиков, оз. Курильское — годовики отсутствуют) и небольшая численность стада оз. Дальнего по сравнению со стадом оз. Курильского. Стада, зараженные вторым типом цист, наиболее многочисленны на Камчатке; их средние интенсивности по большей части не сильно разнятся. Поэтому, если рыбы стада оз. Курильского полностью (почти на 100%) дифференцируются от всех других стад красной Камчатки, то среди последних мы можем в море дифференцировать только какую-то часть стад.

Поскольку оба типа цист *Diphyllbothrium* sp., по-видимому, встречаются и у локальных стад красной тихоокеанского побережья Северной Америки, дифференциация локальных стад только с помощью указанных паразитов-индикаторов в районах смешения американской и камчатской красной пока вообще не представляется возможной. Так, стада озер Курильского и Карлук заражены примерно одинаково I типом цист. Хотя часть рыб оз. Карлук мигрирует в море в возрасте 1+, тем не менее много рыб остается в озере еще на 1 или 2 года. Этих рыб мы не сможем дифференцировать по паразитам-индикаторам от рыб стада оз. Курильского. Несмотря на то что районы зимовок и нагула у них не должны полностью совпадать, они могут более или менее сильно накладываться друг на друга. Следовательно, мы не можем точно узнать, где обитает курильская и где карлукская красная.

Таким образом, паразитологический метод дифференциации локальных стад по большей части можно использовать только для изучения миграций

и распределения красной на первом году жизни в море до смешения с американскими стадами и для дифференциации локальных стад на путях нерестовых миграций, когда наблюдается минимальное смешение рыб обоих континентов.

Л и т е р а т у р а

- А н д р и е в с к а я Л. Д. 1958. Питание тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана. Сб. матер. по биол. морск. периода жизни дальневост. лососей, М. : 64—75.
- А н д р и е в с к а я Л. Д. 1966. Пищевые взаимоотношения тихоокеанских лососей в море. *Вопр. ихтиол.*, 6, 1 (38) : 84—90.
- А х м е р о в А. Х. 1955. Паразитофауна рыб реки Камчатки. *Изв. ТИНРО*, 49 : 99—137.
- Д о г е л ь В. А. и Б ы х о в с к и й Б. Е. 1939. Паразиты рыб Каспийского моря. *Тр. по комплексн. изуч. Касп. моря*, 7 : 1—150.
- Д у б и н и н а М. Н. 1966. Ремнецы (Cestoda, Ligulidae) фауны СССР. Изд. «Наука», М.—Л. : 1—261.
- К о н о в а л о в С. М. 1966. Дифференциация локальных стад красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) комплексным методом по паразитам-индикаторам и особенностям строения чешуи. *Вопр. ихтиол.*, 6, 4 (41) : 619—630.
- К о н о в а л о в С. М. 1967а. Об использовании паразитологических данных для разграничения локальных стад дальневосточных лососей. *Паразитол. сб. ЗИН АН СССР*, 23 : 236—249.
- К о н о в а л о в С. М. 1967б. Дифференциация локальных стад красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) по паразитам-индикаторам и особенностям строения чешуи. Автореф. канд. дисс. Л. : 1—17.
- К у п е р м а н Б. И. 1967. Ленточные черви рода *Triaenophorus* Rud. Автореф. канд. дисс. Л. : 1—21.
- М а м а е в Ю. Л., П а р у х и н А. М., Б а е в а О. М. и О ш м а р и н П. Г. 1959. Гельминтофауна дальневосточных лососей в связи с вопросом о локальных стадах и путях миграций этих рыб. *Примиздат, Владивосток* : 1—74.
- Н и к о л а е в а В. М. 1963. Паразитофауна локальных стад некоторых пелагических рыб Черного моря. *Тр. Севастопольск. биол. станции АН УССР*, 16 : 387—438.
- П л о х и н с к и й П. А. 1961. Биометрия. Новосибирск : 1—364.
- У р б а х В. Ю. 1964. Биометрические методы. Изд. «Наука», М. : 1—415.
- Ш у л ь м а н С. С., Б е р е н е у с Ю. Н. и З а х а р о в а Э. А. 1959. Паразитофауна локальных стад некоторых рыб Сямозера. *Тр. Карельск. фил. АН СССР*, 14, *Вопр. паразитол. Карелии* : 47—72.
- Ш у л ь м а н Р. Е. 1963. К паразитофауне локальных стад леща (*Abramis brama* L.) озера Селигер. *Тр. Осташк. отд. ГосНИОРХ*, 1 : 146—153.
- Я н у л о в К. П. 1960. К вопросу о локальности стад окуней районов Ньюфаундленда и Лабрадора. В сб.: *Сов. рыб.-хоз. иссл. в морях европ. севера*, М. : 299—307.
- Я н у л о в К. П. 1962. Паразиты как индикаторы локальности стад морского окуня. В сб.: *Сов. рыб.-хоз. иссл. в сев.-зап. части Атлант. океана*, М. : 273—283.
- G u t t o w a A. 1963. Natural focus of infection of plankton crustaceans with procercoids of *Diphyllbothrium latum* L. in Finland. *Acta Parasitol. Polon.*, II, 10 : 145—152.
- К а б а т а Z. 1959. Investigations of the subdivisions of North Sea whiting population. II. Some observations on gallbladder Protozoa in North Sea whiting. *ICES, Near North. Seas Comm.* N. 36.
- К а б а т а Z. 1963. Parasites as biological tags. *ICNAF, Spec. Publ.*, 4 (6) : 31—37.
- K i l a m b i R. V. a. D e L a c y A. C. 1967. Heterogeneity of surf smelt, *Hypomesus pretiosus* (Girard), in the State of Washington, as judged by incidence of larval *Anisakis* (Nematoda). *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 74 (3) : 629—633.
- L u x F. E. 1963. Identification of New England yellow-tail grounder groups. *Fish. a. Wildlife Serv. U.S., Dept. Intern. Fish. Bull.*, 63 (I) : 1—10.
- L ü l i n g K. H. 1951. Neue Untersuchungen über die Parasiten des Rotbarsches: *Sebastes marinus* (L.). *Z. Parasitenk.*, 15 (I) : 8—24.
- M a r g o l i s L. 1963. Parasites as indicators of the geographical origin of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), occurring in the North Pacific Ocean and adjacent seas. *INPFC, Bull.* II : 101—156.
- M a r g o l i s L. 1965. Parasites an auxiliary source of information about the biology of Pacific salmon (genus *Oncorhynchus*). *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 22 (6) : 1387—1395.
- M a r g o l i s L., C l e a v e r F. C., F u k u d a Y. a. G o d f r e y H. 1966. Salmon on the North Pacific Ocean. Part VI. Sockeye salmon in offshore waters. *INPEC, Bull.* 20 : 1—70.
- P e r l m u t t e r A. 1953. Population studies of the rosefish. *Trans. N.-Y. Acad. Sci.*, 15 (3) : 189—199.
- S h e r m a n K. a. W i s e J. P. 1961. Incidence of the cod parasite *Lernaeocera branchialis* L. in the New England area and its possible use as an indicator of cod populations. *Limnology a. Oceanography*, 6 (1) : 61—67.

- S i n d e r m a n n C. J. 1957a. Diseases of fishes of the western North Atlantic. V. Parasites as indicators of Herring movement. Maine Dept. Sea a. Shore Fish., Res. Bull., 27 : 1—30.
- S i n d e r m a n n C. J. 1957b. Diseases of fishes of the western North Atlantic. VI. Geographic discontinuity of myxosporidiosis in immature herring from the Gulf of Maine. Maine Dept. Sea a. Shore Fish., Res. Bull., 29 : 1—20.
- S i n d e r m a n n C. J. 1961a. Parasite tags for marine fish. J. Wildlife Manag., 25 (1) : 41—47.
- S i n d e r m a n n C. J. 1961b. Parasitological tags for redfish of the western North Atlantic. Rapp. et proces-verbaux reun. Conseil Perman. Intern. Explorat. Mer., 150 : 111—117.
- T e m p l e m a n W. a. S q u i r e s H. 1960. Incidence and distribution of infection by *Sphyrion lumpi* (Kr.) on the redfish, *Sebastes marinus* (L.) of the western North Atlantic. J. Fish. Res. Bd. Canada, 17 (1) : 9—31.
- T e m p l e m a n W. a. S q u i r e s H. 1961. Incidence and distribution of infestation by *Sphyrion lumpi* (Kroyer) on the redfish, *Sebastes marinus* (L.) of the western North Atlantic, 1949—1953. Rapp. et proces-verbaux reun. Conseil Perman. Intern. Explorat. Mer., 150 : 119.
- V o g e l H. 1930. Studien über die Entwicklung von *Diphyllbothrium*. 2 Teil. Die Entwicklung des Proceroid von *Diphyllbothrium latum*. Z. Parasitenk., 2 (5) : 629—644.
- W a t s o n N. H. F. a. L a w l e r G. H. 1965. Natural infections of cyclopid Copepods with proceroids of *Triaenophorus* spp. J. Fish. Res. Bd. Canada, 22 (6) : 1135—1143.
- W i s e J. P. 1963. Cod groups in the New England area. Fish. a. Wildlife Serv. US Dept. Inter., Fish. Bull., 63 (1) : 189—203.

DIFFERENTIATION OF LOCAL STOCKS OF *ONCORHYNCHUS NERKA* BY PARASITES-INDICATORS

S. M. Konovalov and G. V. Konovalova

S U M M A R Y

Red salmon is one of the most suitable objects for working out the methods of differentiation of local stocks as far as it stays in fresh waters for a long time. On the basis of studies of parasite fauna of freshwater and anadromous fishes from Kamchatka some freshwater parasites were chosen as indicators because they accompany *Oncorhynchus nerka* during all migrations. For some parasites quantitative characteristics were used for the differentiation of local stocks. The key permits the differentiation of local stocks from Kamchatka only during the first months of their life in sea and during migration period of mature red salmon.
